植 物 分 类 学 报 26 (1): 11—28 (1988)
Acta Phytotaxonomica Sinica

论禾本科黍亚科的系统分类与演化

刘 亮
(中国科学院植物研究所，北京)

关键词 黍亚科;超族;系统分类;演化

黍亚科 Subfam. Panicoideae 是禾本科中在形态演化上较高级的一大类群。本文通过对黍亚科的形态、解剖和生理生化特征，结合它们与生态地理分布的关系，用进化论的观点，系统阐明了本亚科的起源和演化，建立了黍亚科在禾本科中的自然分类系统。这一系统的建立，为农、牧业在开发利用禾草资源，进行引种驯化与培育新品种等工作，提供了科学依据，在生产实践中有一定的指导意义。

一、黍亚科的基本特征

禾本科 Gramineae 的小穗，基本上是沿着两条进化路线演变的，一为无限生长方式，小穗含多花至一花，自下而上成熟，脱节于颖之上，两侧压扁，为竹亚科 Subfam. Bambusoideae 和早熟禾亚科 Subfam. Pooideae 的特征;另一为有限生长方式，小穗含一成熟花在上，脱节于颖之下，背腹压扁，是黍亚科 Subfam. Panicoideae 的特征。

与黍亚科的小穗类型相结合的其它主要性状有:

1. 黍亚科的种子在萌发时中胚轴伸长，生有不定根，具 1 枚种子根，幼苗的第一叶近椭圆形，多脉，纵卷，水平开展。与早熟禾亚科中种子根多数，中胚轴不延伸，幼苗第一叶线形、少脉直立的类型有明显区别。

2. 颖果球形或椭圆形，胚大，长为其果体的 1/2—2/3，种脐圆形点状，与画眉草超族相近；异于颖果较细长、胚小、为其果体 1/3—1/6，具线形种脐的竹亚科和早熟禾超族等。

3. 胚胎的解剖结构属于“P”黍型[18]，盾片的维管束分歧点与进入胚芽的维管束分歧点间有一段节间，而不在同一分歧点上;盾片基部与胚根鞘之间有缝隙，外胚叶不存在;胚叶边缘重叠，有多数维管束，不同于早熟禾亚科。

4. 根部表皮细胞的大小相似[19]，根毛从细胞外表面的中部呈直角伸出。与早熟禾超族中某些有长、短细胞分化的类群有别。

5. 在叶片横切面结构上[3,6,17]，叶肉细胞呈放射状紧密排列；维管束鞘的薄壁细胞发达，含有大型特化的叶绿体;表皮层中的矽质细胞呈哑铃型或叉状，双细胞微毛具丝状或具多细胞毛等较进化的特征，异于竹亚科和早熟禾亚科(除画眉草超族外)。

6. 在生理生化方面，大多适应特化为高光效的“C_4”碳 4 植物，具有光合效率高，CO 补偿点低，光呼吸量低，水分利用率高，能抗旱和干物质总量高等优点，异于竹亚科和早熟禾亚科(除画眉草超族外)中的“C_3”碳 3 植物。

7. 通过我们所作的植物血清学研究，反映出禾本科中 23 个不同族属的系统亲缘关系，证实了黍亚科与早熟禾亚科之间没有血清学上的亲缘关系。

8. 染色体小型或中型，基数为 (5)10、9[20]。细胞分裂中期可见核仁。这与染色体大型，基数是 7 和适应于温、寒地带生长的早熟禾超族、小麦超族有别[15]，也不同于基数为 (6)12 的芦竹超族、原禾超族以及竹亚科等热湿地带生长的类群[22]。

9. 黍亚科分布于全世界的低纬度和中纬度的热带、亚热带区域，在高温多雨的潮湿雨林及具有明显干、湿交替的季风雨气候地区。它有别于分布在温寒地带的早熟禾超族、小麦超族与针茅超族[15,20]，也不同于热带荒漠、不规则降水区生长的画眉草超族。

二、黍亚科的系统分类

禾本科中具有上述特征的类群，约占禾本科总属数 (660 属) 和总种数 (10000 余种) 的 1/3。该类群自 1814 年由 R. Brown 建立为黍族 Paniceae[1)] 以来，已为多数学者所沿用，如 Kunth (1833)、Steudel (1855)、Bentham (1881)、Hackel[10] (1889)、Hooker (1896)、Stapf (1917)、Bews[4] (1929)、Hubbard (1934)、Hitchcock (1935)、耿以礼等[2] (1959) 和 Bor[5] (1960)……。

1931 年 Avdulov 根据细胞染色体的研究材料，并结合 Arber、Prat[7] 叶片结构的研究，以及地理分布等特点发现，黍亚科与早熟禾亚科中的画眉草族相近，即画眉草类不同于在外部形态上一致的早熟禾族，打破了以小穗形态划分类群的传统，建立了禾本科的新系统。以后，如 Roshevitz 1937 年的系统将画眉草类 Eragrostiformes 从早熟禾亚科中分出，与黍类 Paniciformes 并列，同置于甘蔗亚科 Subfam. Saccharifenae 中。后来的学者，依据各自的研究，如 1957 年 Reeder 的胚胎结构研究，Harz 对于淀粉粒类型的研究，以及 1958 年 Brown[6] 对于叶片解剖的研究[6]等等，他们大多主张将画眉草类群直接提升为亚科，与黍亚科及早熟禾亚科平行，成为现代建立或采用的新系统，在科下设立 4—5 亚科或 6—7 亚科，有时达 9 亚科。如 Pilger (1954)、Stebbins[21] (1956)、Brown (1957)、Tateoka[22] (1957)、Prat (1936、1960)、Gould[11] (1968) 和许建昌 (1970)、Heywood (1970)……。以 Pilger 的分类系统为例，他在科下划分为 9 亚科，即：Subfam. Festucoideae、Micrairoideae、Eragrostoideae、Oryzoideae、Panicoideae、Andropogonoideae、Anomochloideae、Olyroideae 和 Bambusoideae。而 Prat 划分为 Subfam. Festucoideae 狐茅亚科、Panicoideae 黍亚科、Chloridoideae 虎尾草亚科、Bambusoideae 竹亚科、Phragmitiformes 芦苇亚科和 Oryzoideae-Olyroideae 稻-莪利禾亚科等 6 亚科。因此，在禾本科植物分类中出现了新、旧两个系统，一是在 1931 年以前，依据花序和小穗等外部形态所作的旧系统，所谓传统的旧分类系统，和以后利用近代科学技术和方法，从染色体、叶片与胚胎结构等特征，以及生态、地理分布等研究所确立的新系统。就上述新、旧分类系统分析黍亚科在禾本科中所占的地位：1. 以 R. Brown 为代表，认为黍亚科是科下两大分支之一；2. 以 Roshevitz 为代表，主张小穗多花的画眉草群与黍亚科相近，而放置于同一亚科中；3. Pilger 1954 年系统，将禾本科下各大族，甚至黍亚科下的

---

1) R. Brown 建立的黍族为广义的，相当于现代黍亚科范围，本文中称其为黍亚科。——作者注。

族均提升为亚科，如须芒草亚科 Andropogonoideae 与黍亚科相平行。 4. Prat 的系统，亦出现黍亚科与禾本科中不同层次的类群相并列。因此，黍亚科的分类位置常随各系统而异，有的学者注重某些特征的相似性而忽略其共祖来源，有的将演化系列中处于不同发展阶段的类群相互混淆，有些系统存在着上下级次混乱而难以反映类群间的演化系列。为此，在研究禾本科黍亚科特征、特性的基础上，探索黍亚科的起源与发展，以求建立一个较能反映黍亚科的自然分类系统。

作者通过全面性状研究和分析对比，认为小穗发育方式代表着禾本科早期分化的两大分支。从发生学动态观点衡量，以有限发育方式演化的黍亚科，与小穗沿无限方式进化的早熟禾亚科有着明显的区别。后者沿着小花减数的方向发展，由小穗含多花至少花，最后进化到含 1 枚小花；而前者小穗以含 1 成熟花为起点，是在 1 花的基础上进行演化的。这一重要特征的歧异，反映出科下两大进化方向，禾本科中数以万计的种类，无不渊源于这一共同祖征。探索共同起源是研究系统分类的基本原则，只有同一祖先的后裔，才能建立起反映进化的自然系统。

三、黍亚科的演化与“超族”的建立

黍亚科有 230 属、3000 余种，它们共同来源于小穗含一成熟花的祖先，并在以有限生长方式固定为仅有一花的基础上，继续沿着简化的路线发展，不断趋于功能化与完善化。从整个演化发展进程看，早期阶段的籽实为由内、外稃所包藏，颖片小而质地较薄，外稃无芒而质硬，是为散布和保护种子的结构，(图 1:1—6)。花序由单生小穗所组成，系为起始阶段的演化水平。进一步发展，为由小花外的小穗部分渗入，特化为保护和传播颖果的机制，如须芒草超族(图 1:,7—12) 颖片变大而增厚，成为保护内部小花与果实的结构，孕性小花稃体本身退化、微小，但分化出携有扭转膝曲的芒，芒由细短至粗长，扭曲的长芒能使种子更有效地传布。在花序演化上，小穗的集中着生与柄和轴的短缩表现很显著，由小穗单生演变为成对着生，小穗柄由短柄演变为无柄，进而孪生小穗发生分化，无柄的孕性，有柄的不孕或退化，在简化方面又跃进了一步。到了玉蜀黍超族为花序穗轴发达，节间增厚、凹陷，嵌入无柄孕性小穗，顶端具杯状凹穴，为延伸基盘所插入；或有些雌小穗的第一颖变硬而具有内折的边缘以拥抱穗轴；穗轴节间脆弱，或与小穗柄相愈合，随同结实小穗逐节断落，成为播送颖果的传播体(图 1:13—18)。由此可见，黍亚科的复杂多样性表现在花序穗轴、颖片、外稃以及苞片上，这些结构的发展程度与生殖效率密切相关，与它们的细胞、解剖、组织、生理生化、生态与地理分布等特征结合起来，进行分析比较，也可清楚地看到，不同进化阶段的小花、颖片和花序差异，是与各类群在适应环境变化过程中，与一定的地理分布环境条件有联系的。在分析黍亚科的演化过程中，反映出的这三大发展阶段，是为在亚科下建立“超族 supertribe” 一级的依据，这一分类层次的设立，更为清晰地显示出黍亚科的进化途径。

黍亚科中三“超族”的主要形态特征：

1. 黍超族 Supertrib. Panicatae[1)] L. Liou[1] 小花发达，孕性外稃较颖片形大而质厚、

1）原在分类学报 18 卷 3 期 325 页发表的超族词尾全改正为 “atae”。

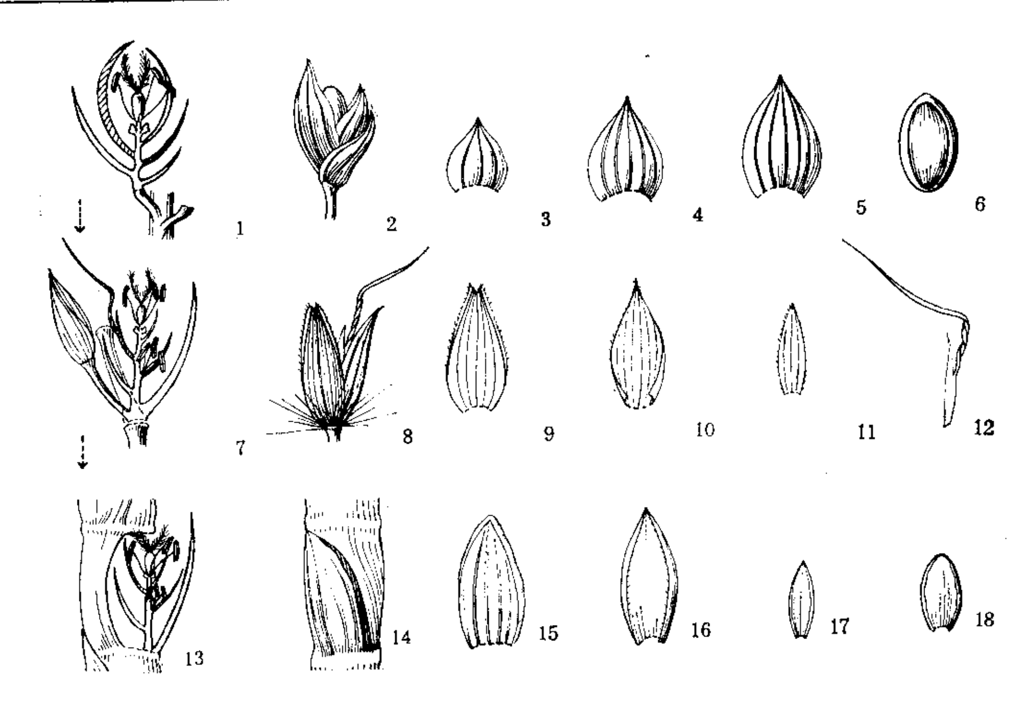


图 1 黍亚科小穗结构

1—6.黍超族 1.小穗模式图; 2.小穗; 3.第一颖; 4.第二颖; 5.不孕外稃; 6.孕性外稃。 7—12.须芒草超族 7.小穗模式图; 8.小穗; 9.第一颖; 10.第二颖; 11.不孕外稃; 12.孕性外稃。13—18.玉蜀黍超族 13.小穗模式图; 14.小穗; 15.第一颖; 16.第二颖; 17.不孕外稃; 18.孕性外稃。

Fig. 1 Spikelets of Subfam. Panicoideae

1—6. Supertrib. Panicatae 1. Diagram of spikelet; 2. spikelet; 3. lower glume; 4. upper glume; 5. sterile lemma; 6. fertile lemma. 7—12. Supertrib. Andropogonatae 7. Diagram of spikelet; 8. spikelet; 9. lower glume; 10. upper glume; 11. sterile lemma; 12. fertile lemma. 13—18. Supertrib. Maydatae 13. Diagram of spikelet; 14. spikelet; 15. lower glume; 16. upper glume; 17. sterile lemma; 18. fertile lemma.

无芒;小穗单生，形成圆锥花序至穗形总状花序呈指状排列，代表早期演化阶段水平(图1:1—6)。

2. 须芒草超族 Supertrib. Andropogonatae L. Liou[1] 小穗的颖片发达，第一颖大而质厚,成为包藏花部的主要保护器官;孕性外稃膜质,微小,在顶端或裂齿间伸出扭转膝曲的芒[7],有传播种子的功能;小穗由单生演变为孪生，成对小穗两性、同形，演变为有柄者不孕的异性对,进而花序下部的孪生小穗均不孕而成为同型对,是一支获得明显发展的后起进化类群(图 1:7—12)。

3. 玉蜀黍超族 Supertrib. Maydatae L. Liou, stat. nov.——Tribe Maydeae Mathieu Fl. Belg **1**:638. 1853.

花序穗轴发达,增宽变厚,并随同成熟小穗断落; 颖片和穗轴成为颖果的保护物与传播体;外稃微小、无芒[8]，由圆锥花序发展为穗轴凹穴中嵌陷异性对小穗的圆柱形花序;再由两性花序演变为单性，雌雄花序同序发展为异序; 雌花序的穗轴由单生演变为多数合生(如玉米),成为演化阶段上最高级的类群(图 1:13—18)。

由上可见,黍亚科的小穗在固定为有限的一枚成熟花后,继续沿着简化方向发展，其

保护和传播果实的结构，由小花稃片(黍超族)演变为小穗颖片(须芒草超族)，进而与花序穗轴相结合(玉蜀黍超族)，即由小花和小穗与花序分别渗入组成，结构的高度简化导致复杂性的增加，发展阶段分别显示出由低级向高级演化，这些特征揭示了黍亚科下各大自然群间的相互亲缘关系，超族的建立，为亚科自然分类系统及族与亚族的划分奠定了基础。

四、黍亚科的生态地理分布

黍亚科是禾本科中的一个热带亚科，分布于南、北纬度 30° 以内的热带和亚热带区域[3,4,8]。根据三大超族 (Supertribus) 所含属数进行统计[4,9,12,13]，在黍亚科 228 属中，有 1/4 的属为广布属，其中洲际间共有的属约占 1/6.5；各洲的特有属比例高，占 1/2 以上，其中以非洲的特有属最多，有 52 属，约占总属数的 1/4；其次是亚洲，有 35 属[16]，约占总属数的 1/6.5；热带美洲居第三，有 24 属；再其次是大洋洲，有 19 属；北美洲只有 3 属。

从各超族看，黍超族含 8 族 107 属，约 1500 余种，其中 18 属为广布属，6 属为东半球热带属。除各洲共有的 10 属外，以非洲的特有属为最多，有 27 属，热带美洲有 21 属；大洋洲有 15 属；亚洲只有 7 属。须芒草超族含 5 族 90 属，近 1000 种，全热带的有 11 属，东半球热带的有 12 属，除各洲际共有的 22 属外，以东南亚热带和非洲的特有属最多，各含 21 属；大洋洲只有 4 属；热带美洲极少。玉蜀黍超族含 3 族 31 属，广布于全热带和东半球热带，有 11 属，以热带亚洲的特有属最多，有 7 属；非洲有 5 属；美洲有 3 属。

从各超族所含种数的分布情况看，黍超族[9,13]在非洲东部 (坦桑尼亚一带) 的种类最多；南美东北部(亚马逊河流域区)也很丰富；其次是大洋洲澳大利亚东北部和亚洲东南部。须芒草超族成员最多的地区是在亚洲热带和亚热带[5,12](印度西部的德干高原等地)，其次是中南半岛、中国西南部；非洲(坦桑尼亚等地)居第三位；热带美洲和大洋洲都甚贫乏。

从三个超族的属种地理分布，可看出与一定的气候、生态环境紧密联系。例如：黍超族的分布是与一定的高温潮湿环境及生长季节长的热带雨林气候相适应的；须芒草超族的分布，则是同热带、亚热带，夏季有降水，冬季干旱的季风气候有紧密的联系；而玉蜀黍超族，却是在热带季风气候区域内，水湿条件较好的环境条件下发展起来的。

综上所述，黍亚科的集中分布中心是在东半球的非洲和亚洲。根据地球陆地演变历史推究，黍亚科的最早起源可能是在热带非洲的东部和马达加斯加岛；以后随着大陆的迁陡和地球气候环境条件的改变，三个超族表现出各自不同的演化路线：

1. 黍超族：它的起始类型多在非洲热带东部，并随赤道向南、北纬度演进，在大洋洲和南美洲的热湿地带获得了很大地发展，反映这个超族出现的时期较早，可能是在非洲大陆和大洋洲、美洲大陆尚未完全分离开时就已发生[13,15]，一些较为古老的原始类型，多在这些地区的热湿环境中出现。以后，随着大陆板块的相互脱离，这个超族在不同大陆上，各自发展形成比例较高的各洲特有属。

生长在非洲、热带美洲和亚洲稀树干草原或滨海沙滩上的属和种，伴随着这一带的气候向干旱转变，出现了较进化的类群。

2. 须芒草超族：它的原始类群最早也是出现于热带非洲东部和马达加斯加岛，以后在亚洲的热带和亚热带，如印度、中国的西南部[2]和中南半岛得到很大发展。这个超族在

西半球的属种十分贫乏。为一支出现较晚，分化发展较近和尚未在西半球获得发展的进化类群。

本超族中的很多属、种是东半球热带、亚热带季风雨区组成稀树干草原的建群种和优势种，在亚洲、非洲或大洋洲广泛分布。

3. 玉蜀黍超族：这个超族是一支适应于热带季风雨区域中，有水湿环境条件下繁衍起来的类群。它们在亚洲、非洲和美洲的热带地区有一定发展。进化上最高级的玉米 Zea mays，原产于美洲墨西哥高原。

五、黍亚科三超族在中国的分布

根据中国禾本科图说所载的属、种进行统计[2]，见表 1：

表 1 黍亚科三超族在中国的分布

Table 2 Distribution of 3 supertribes of Panicoideae in China

超 族 Supertribes	地 区 regions / 数 目 numbers	中国 China					
		华南 S	西南 SW	华中 C	华北 N	东北 NE	西北 NW
黍超族 Supertrib. Panicatae	Genera	27	16	15	8	6	7
	Species	61	52	49	14	11	16
须芒草超族 Supertrib. Andropogonatae	Genera	31	29	26	11	12	15
	Species	79	88	62	14	15	21
玉蜀黍超族 Supertrib. Maydatae	Genera	12	7	8	3	2	2
	species	14	13	10	4	2	2

从上表看，黍超族的成员在中国以华南地区的属、种为最多；西南次之；长江中、下游居第三；西北、华北和东北的属、种仅为华南的 1/4—1/6。

须芒草超族的属、种，以西南为最多；华南次之；长江中、下游再次之；西北、华北和东北，只有南部的 1/4—1/6。

玉蜀黍超族也以华南为多；西南次之；长江流域第三；华北、东北和西北仅有 2—3 属，种类不过 10 种，且多为一年生或栽培的种类。

从本亚科有关超族在中国的属、种分布趋势看，由南往北显著减少，它们的分布是和各地的冬季温度与水湿条件密切相关的。黍亚科的分布北界，大多数属、种在秦岭-淮河一线，即当北纬 30°N 左右，一月平均温度为 0℃ 和年雨量在 800mm 上、下的南北分界线以南；只有少数种类分布到北方，多属一年生、或具无性根状茎繁殖、适应性强的类群。所以冬季低温是限制本亚科属种分布的决定因素。

本亚科在中国南部，又可根据降水和湿度的不同明显分为两类，在华南由于雨量充沛、潮湿，生长季节长，黍超族获得发展，其中以海南岛和台湾的属、种居全国首位，约 25 属 80 余种；广东、云南次之，约 22 属 50—60 种；到了华中，属、种数目明显下降，约 10 属

20 余种。由该类植物组成的草场，常年保持青绿，不少优良的牧草，如雀稗属的两耳草 *Paspalum conjugatum* 和毛花雀稗 *P. dilatatum*，大黍 *Panicum maximum*，象草 *Pennisetum purpureum*，棕叶狗尾草 *Setaria palmifolia* 及巴拉草 *Brachiaria mutica*.

在降雨季节较短，冬季明显干旱的西南部，须芒草超族的成员占居优势，其中云南及横断山区约 30 属 80 余种，属种数目最多；其次是华南，有 25 属 50—65 种；华中区有 20 属 30 余种，是构成我国南方大面积草山、草坡的优势种，尤其是在一些干热区域或河谷，乃至某些较高海拔的山地及中纬度亚热带区，像白茅属 *Imperata*，芒属 *Miscanthus*，扭黄茅属 *Heterpogon*，野古草属 *Arundinella*，菅草属 *Themeda*，和孔颖草属 *Bothriochloa*,··· 有很大发展，许多种类是这里草地群落的建群种。这类禾本科草，在夏季水、热同步增长时期，生长迅速，草的产量高，但到冬季，温度雨水明显下降，草的地上部分大多黄枯，草质变硬，植株进入冬旱休眠状态，这时草的饲用价值低，因而造成秦岭淮河以南广大亚热带丘陵草坡冬季饲草缺乏，不利于家畜发展。本超族可供选择发展的牧草种质资源较多，有抗旱耐瘠的双花草 *Dichanthium annulatum*、野古草 *Arundinella hirta*、鸭嘴草 *Ischaemum crassipes*、蜈蚣草 *Eremochloa ciliaria*，有耐割的高产草类旱茅 *Eremopogon delavayi*···，还有供制糖的甘蔗、甜高粱，供造纸等的工业原料。

玉蜀黍超族的成员，是在水湿条件较好的暖-热地带发展起来的，如牛鞭草属 *Hemarthria*，高产饲草类蜀黍 *Euchlaena maxicana*，以及薏苡属 *Coix* 和玉米 *Zea mays*、分枝玉米等。

六、黍亚科各超族中族与亚族的演化

黍亚科的三个超族下，包括的族和亚族及属的系统演化关系分析:

黍亚科黍超族的起始阶段，类群复杂而多样，形态分化较大，有小穗含 2 小花的柳叶箬族 Isachne (图 2:2)，有小穗含 6 枚雄蕊的勒康禾族 Lecomtelleae 和波文草族 Boivinelleae；有的花序紧缩密集呈穗状，如具花禾族 Anthephoreae 和糙禾族 Trachyeae；有些成熟花外稃薄膜质，节须草族 Arthropogoneae；也有第二颖及不孕外稃变硬的波文草族 Boivinelleae；或小穗两侧压扁，第一外稃具有细芒的糖蜜草族 Melinideae 等[16]。上述各族小穗的变化趋势，在黍亚科进化的较早阶段已经发生，有的代表着进化序列的原始阶段，有的代表高度特化的形态特征。这 7 族中，除柳叶箬族和糖蜜草族分布稍广外，其余 5 小族至今仍局限分布于热带非洲和南美洲低纬度热带范围内。

随着历史气候的变化，黍族 Paniceae (图 2) 是适应分化获得最大发展的一群，这个族含 8 亚族，约 90 属，其间的演化关系如下:

黍亚族 Subtrib. Panicinae，是本族的典型代表；小穗的颖片小而质薄 第二孕性小花的内外稃革质或软骨质，外稃边缘狭窄内卷，紧扣着同质的内稃，具有保护与散布种子的机能，种子随熟随落，自播力强，或借鸟与食草动物传播；由于谷粒坚硬，保存时间较长。这个亚族的属种多，是起源古老而分布发展很广的类群。在花序上，是由单生具柄的小穗组成的圆锥花序(图 2:3)。

黍族花序的演化趋向，为小穗的逐渐集中和穗轴、分枝的简化，小穗柄与穗轴节间沿着短缩的方向发展，由小穗具长柄(黍亚族)至具短柄(马唐和雀稗亚族)乃至无柄(钝叶草

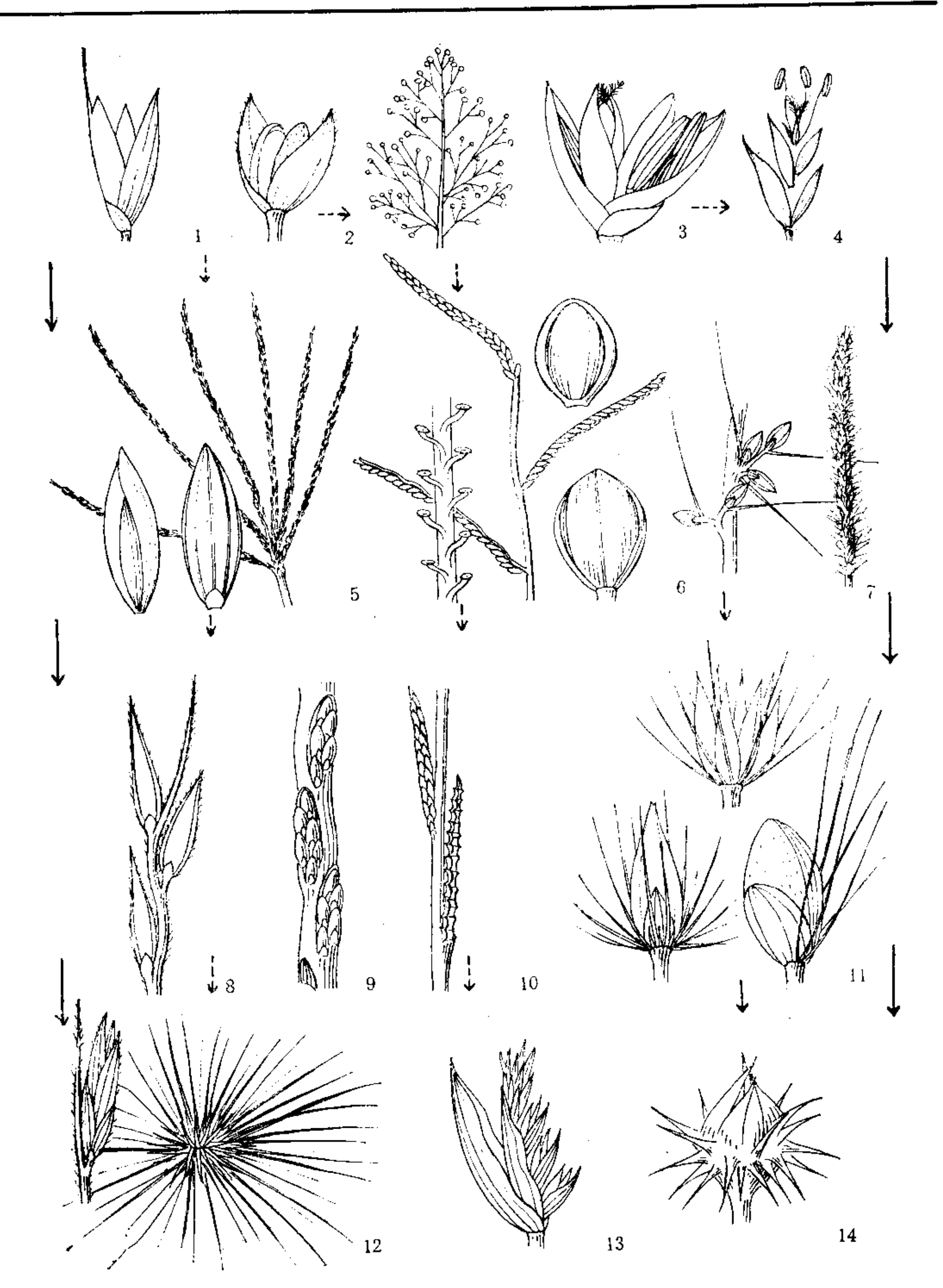


图 2 黍超族的花序与小穗

1.糖蜜草属； 2.柳叶箬属； 3.黍属； 4.波文草属； 5.马唐属； 6.雀稗属； 7.狗尾草属； 8.伪针茅属； 9.钝叶草属； 10.类雀稗属； 11.狼尾草属和狗尾草属； 12.鬣刺属； 13.砂滨草属； 14.蒺藜草属。

Fig. 2 Inflorescences and spikelets of Supertrib. Panicatae

1. *Melinis*; 2. *Isachne*; 3. *Panicum*; 4. *Boivinella*; 5. *Digitaria*; 6. *Paspalum*; 7. *Setaria*; 8. *Pseudoraphis*; 9. *Stenotaphrum*; 10. *Paspalidium*; 11. *Pennisetum* and *Setaria*; 12. *Spinifex*; 13. *Thuarea*; 14. *Cenchrus*.

属)。穗轴细长至短缩，乃至仅有花序的主轴，相应改变了整个花序的形态，由开展或紧缩的圆锥花序演变到穗轴一侧着生小穗的穗形总状花序，此穗形总状花序 2 至多数呈总状或指状排列(马唐亚族 Digitariinae 图 2:5 和雀稗亚族 Paspalinae 图 2:6)；马唐亚族以孕性外稃具宽而扁平的膜质边缘与雀稗亚族、黍亚族分歧发展。

穗轴由三棱形较扁(雀稗亚族)进化为扁平宽大，或呈木栓质嵌陷无柄小穗(钝叶草属 *Stenotaphrum* 图 2:9)。

穗轴由宿存演变为随同小穗脱落，或穗轴扭卷而包藏小穗(卷轴茅亚族 Thuareinae 图 2:13)，上述花序类型均无不育之小枝，进而发展到部分花序的分枝不孕，使小穗托有不育小枝形成的刚毛(狗尾草亚族 Setariinae 图 2:6, 11)，和穗轴延伸所成之刚毛(伪针茅亚族 Pseudoraphidinae 图 2:8)，由刚毛宿存的狗尾草属 *Setaria*，变为刚毛随同小穗一并脱落的狼尾草属 *Pennisetum*，进而刚毛变粗硬，基部连合成刺状总苞(蒺藜草属 *Cenchrus* 图 2: 14)；小穗由两性变为单性，或雌雄异株，雌小穗着生于星状穗轴的基部(鬣刺草亚族 Spinficinae 图 2:12)。本超族从适生在高温潮湿森林条件，演变为生长于稀树干草原旱生环境中；生理生化上由碳 3 植物，演变成为高光效的碳 4 植物；叶表皮角质腊层主含 26 碳烷醇，演变至含 32 碳烷醇类；植物体中有少数含有生物碱及甙类等等。

须芒草超族有 5 族，9 亚族，90 余属[18](图 3)。在族级划分上，起始阶段有两个小族，一为小穗单生、两侧压扁的觿茅族 Dimerieae (图 3:1)，另一是小穗第一颖较小、脱节于颖之上的野古草族 Arundinelleae，两者在形态演化上的程度较低。

花序、小穗以及生理生化等方面一系列特化过程，明显见于甘蔗族、高粱族和须芒草族中。

三个族的演化阶段顺序为：成对着生的两枚小穗大小形状相同，且为两性，即孪生小穗同形同性(甘蔗族 Sacchareae)，演变为异性对，即无柄小穗孕性，有柄小穗不孕或退化(高粱族 Sorgheae)，进而演变成总状花序下部出现无柄小穗与有柄小穗均不孕的同性对，或托有佛焰苞，以及构成复合的假圆锥花序(须芒草族 Andropogoneae)。

各族中亚族间的演化：1. 甘蔗族 Sacchareae，小穗由单生演变为成对着生后，孪生小穗均具柄，一为长柄，一为短柄(芒亚族 Miscanthinae 图 3:2)，演变为孪生小穗一无柄，一有柄[甘蔗亚族 Saccharinae (图 3:3) 和金茅亚族 Eulaliinae (图 3:4)]。穗轴延续(芒亚族)演变为穗轴逐节断落(甘蔗亚族、金茅亚族、楔颖草亚族 Apocopidinae)。大形圆锥花序具延伸的长主轴(甘蔗属 *Saccharum*) 演变为主轴短缩乃至近无，形成伞房状(双药芒属 *Diandranthus*) 或指状排列(金茅亚族)。具极多被丝状毛的小穗，借风传播(芒亚族、甘蔗亚族)发展到花序具较少小穗，且毛被减少(金茅亚族、楔颖草亚族)。

高粱族：穗轴节间伴随异性对小穗的形成发生分化，穗轴节间与小穗柄细长均匀，变为边缘增厚而中部具纵沟(孔颖草属 *Bothriochloa* 图 3:5)，或纤细成毛管状(细柄草属 *Capillipedium*)，穗轴节间及小穗柄变粗，宽大肥厚(鸭嘴草亚族 Ischaeminae, 图 3:8)，穗轴节间由多节减少至数节，即穗轴分枝下部裸露不孕(高粱亚族 Sorghinae 图 3:6)。

须芒草族：总状花序少数，单一或孪生，或数枚呈指状排列，由花序全为异性对小穗，演变为花序下部具 1 至数对同性对(黄茅属 *Heteropogon* 图 3:10)。

总状花序裸露而无苞片(须芒草亚族)演变为托有佛焰苞，以及植株呈多次分枝，形成

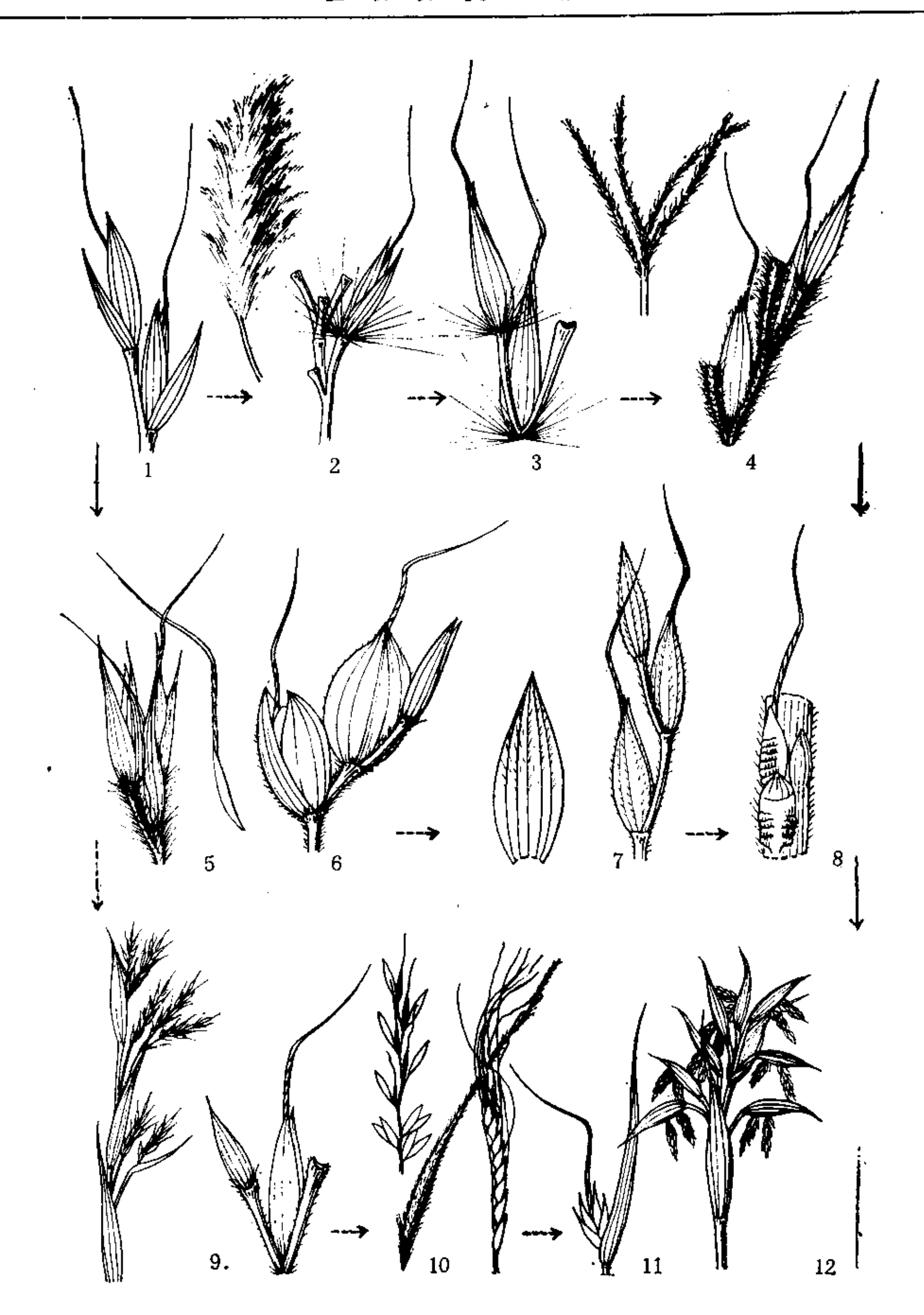


图 3 须芒草超族的花序与小穗

1.觿茅属; 2.芒属; 3.蔗茅属; 4.金茅属; 5.孔颖草属; 6.高粱属; 7.荩草属; 8.鸭嘴草属; 9.裂稃草属; 10.黄茅属; 11.菅草属; 12.香茅属。

Fig. 3 Inflorescences and spikelets of Supertrib. Andropogonatae

1. *Dimeria*; 2. *Miscanthus*; 3. *Erianthus*; 4. *Eulalia*; 5. *Bothriochloa*; 6. *Sorghum*; 7. *Arthraxon*; 8. *Ischaemum* 9. *Schizachyrium*; 10. *Heteropogon*; 11. *Themeda*; 12. *Cymbopogon*。

复合的假圆锥花序(菅亚族 Themedinae, 图 3:11, 12)。

本超族在花部的进化趋势,明显表现在: 1.第一颖的特化,从第一颖演变成为花部的主要保护器官,不仅变大、质厚,而且出现各种适应性状,如沟、槽、孔,凹穴,皱纹,疣状突

起，糙涩，有刺或毛茸等，有利于传播，这些特征是划分属、种的依据；2. 小穗基盘由钝圆（甘蔗亚族），至尖锐（须芒草），或延伸成钻状（黄茅属 *Heteropogon* 图 3:10）；3. 基盘从无

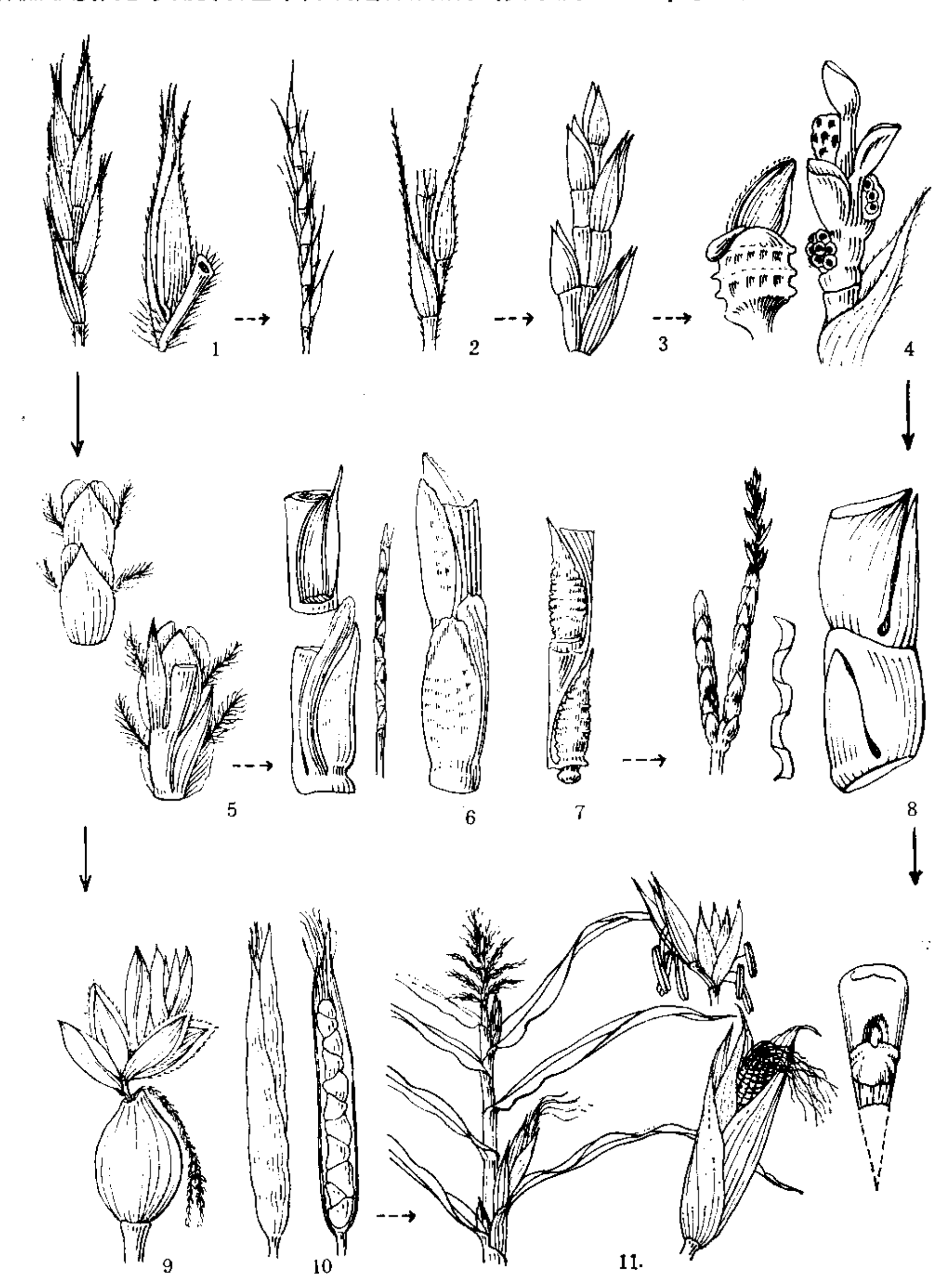


图 4　玉蜀黍超族的花序与小穗

1. 鞘尾草属；2. 窝丝草属；3. 牛鞭草属；4. 球穗草属；5. 蜈蚣草属；6. 曼尼草属；7. 芮塔草属；8. 磨擦禾属；9. 薏苡属；10. 类蜀黍属；11. 玉米。

Fig. 4　Inflorescences and spikelets of Supertrib. Maydatae

1. *Elionurus*; 2. *Vossia*; 3. *Hemarthria*; 4. *Hackelochloa*; 5. *Eremochloa*; 6. *Manisuris*; 7. *Rhytachne*; 8. *Tripsacum*; 9. *Coix*; 10. *Euchlaena*　11. *Zea mays*.

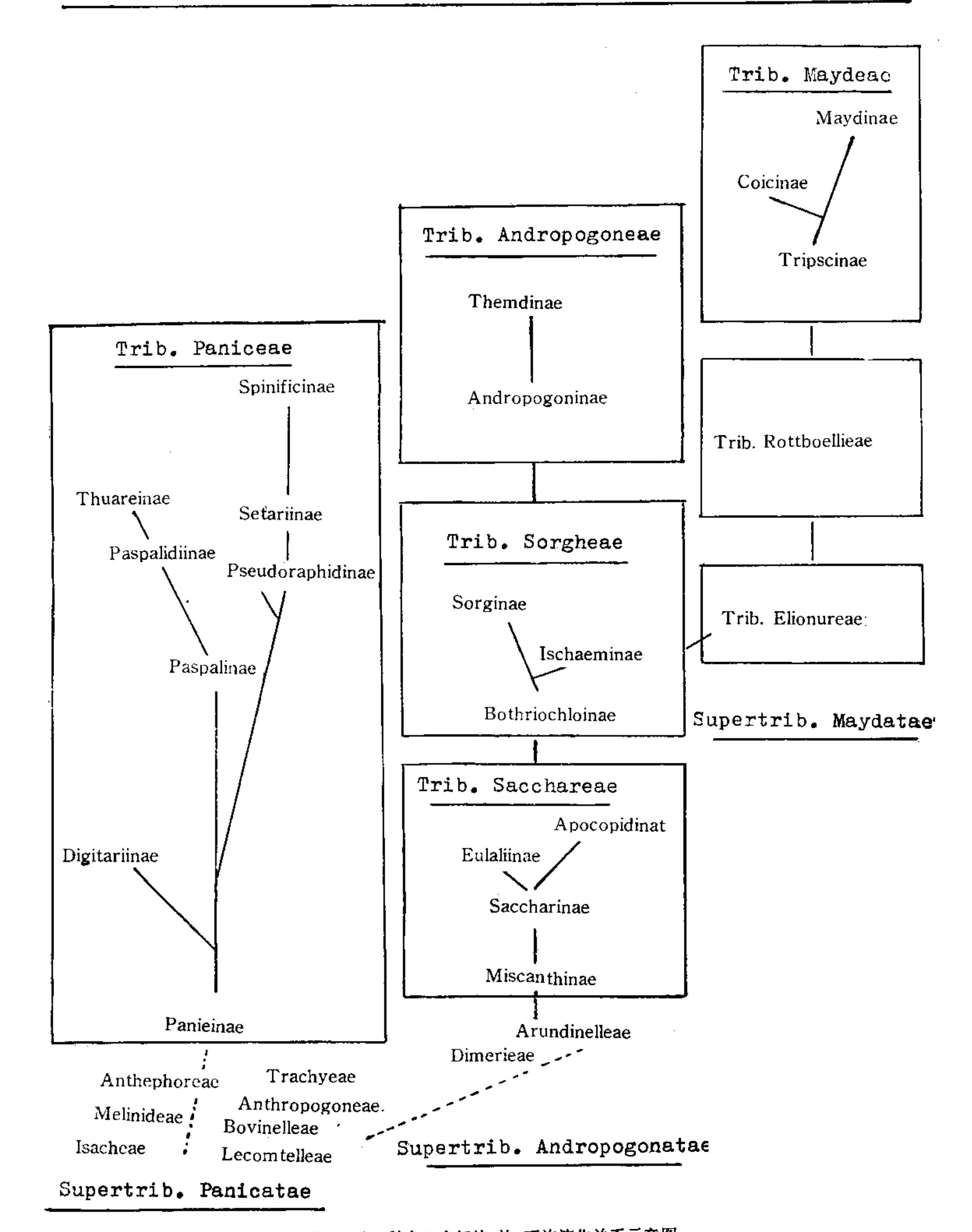


图 5 黍亚科中 3 个超族、族、亚族演化关系示意图

Fig. 5 Scheme of the Phylogenetic Relationship of the 3 supertribes, tribes, subtribes in Gramineae Subfam. Panicoideae.

毛至具有丝状柔毛（白茅属 *Imperata*）或生髯毛（菅属 *Themeda* 图 3:11）；4. 孕性外稃微小，薄膜质，由顶端或裂齿间伸出发达的芒，芒由短小细直，演变为扭转、膝曲，或相互缠结；有时芒具糙毛（扭黄茅）或带粘质（金须茅属 *Chrysopogon*），达到借风传播或动物传播的高效率适应。

玉蜀黍超族：含 3 族，3 亚族，31 属，仅 100 多种，是黍亚科中最小的超族，但在形态上它是高度特化的。三族的演化趋势是：异性对小穗中有柄小穗存在（鞘尾草族 Elionureae 图 4:1），演变为有柄小穗退化，即简化到穗轴的每节仅具一枚无柄小穗；无柄小穗与穗轴分离至嵌陷于穗轴腔穴中（筒轴茅族 Rottboellieae 图 4:2）。无柄小穗两性，进而简化为单性（玉蜀黍族 Maydeae 图 4:8—11）；雌小穗与雄小穗位于同一花序的不同部位（薏苡属 *Coix* 图4:9），发展到雌雄小穗分别组成不同的花序，雄花序为顶生圆锥花序，雌花序腋生，外部具有鞘苞（玉米属 *Zea* 图 4:11）；穗轴单一（类蜀黍属 *Euchlaena* 图 4:10），演变为穗轴多数合生，形成肉穗花序（玉米 *Zea mays* 图 4:11）；为热带中湿生地区的高大植物，属高光效碳 4 植物，体中糖分和蛋白质的含量较高，有四萜类化合物出现，具有生长周期短，干物质产量高的特点。

按照上述演化关系，黍亚科中 3 超族、族、亚族的系统演化趋势见图 5。

黍亚科各超族、族、亚族及其所包含的属，分类系统排列如下：

黍亚科 Subfam. Panicoideae R. Brown 1810

Supertrib. 1. Panicatae L. Liou 1980

Trib. 1. Isachneae Benth. 1881. 柳叶箬族

Coelachne, *Hetesanthaecia*, *Isachne*, *Limnopoa*.

Trib. 2. Melinideae Hitchc. 1927. 糖蜜草族

Melinis, *Rhynchelytrum*, *Tricholaena*.

Trib. 3. Anthephoreae Pilger 1940

Anthephora.

Trib. 4. Lecomtelleae Pilger 1940

Lecomtella.

Trib. 5. Bovinelleae A. Camus 1925

Bovinella, *Cyphochlaena*, *Perulifera*.

Trib. 6. Anthropogoneae Pilger 1940

Achlaena, *Arthropogon*, *Reynaudia*, *Snowdenia*.

Trib. 7. Trachyeae Pilger 1940

Trachys.

Trib. 8. Paniceae R. Brown 1810 黍族

Subtrib 1. Panicinae Hubb. 1934 黍亚族

Cleistochloa, *Commelinidium*, *Cyrtococcum*, *Ichnanthus*
Lasiacis, *Megaloprotachne*, *Ottochloa*, *Otachyrium*. *Panicum*, *Sacciolepis*, *Triscenia*.

Subtrib. 2. Digitariinae Butzin 1972 马唐亚族

Acritochaeta, Alloteropsis, Anthaenantia, Anthaenantiopsis, Chloridion, Digitaria, Homolepis Hymenachne Leptoloma, Leptocoryphium, Leptosaccharum, Stereochlaena Tarigidia, Valota, Yvesia.

Subtrib. 3 Paspalinae Keng et Keng f. ex S. L. Chen 1984 雀稗亚族

Acroceras, Acritochaete, Amphicarpon, Axonopus, Brachiaria, Centrochloa, Chaetium, Chloachne, Echinochloa, Echinolaena, Eriochloa, Entolasia, Hemigymnia, Leucophrys, Microcalamus, Neurachne, Oplismenus, Oplismenopsis, Oryzidium, Paractaenum, Paspalum, Poecilostachys, Pseudechinolaena, Pterochlaena, Reimarochloa, Reimaria, Scutachne, Spheneria, Streptostachys, Urochloa.

Subtrib. 4. Paspalidiinae Keng et Keng f. ex S. L. Chen 1984 类雀稗亚族。

Amphicarpum, Calyptochloa, Mesosetum, Paspalidium, Thrasya.

Subtrib. 5. Thuareinae Ohwi 1942 卷轴茅亚族

Phyllorachis, Stenotaphrum, Tetrachaete, Thuarea, Uranthoecium, Xerochloa.

Subtrib. 6. Pseudoraphidinae Keng et Keng f. 伪针茅亚族

Pseudoraphis, Paratheria.

Subtrib. 7. Setariinae Dumort. 1823. 狗尾草亚族

Cenchrus, Chamaeraphis, Cymbosetaria, Dissochondrus, Ixophorus, Odente lytrum, Pennisetum, Plagiosetum, Pseudochaetochloa, Setaria, Setariopsis Streptolophus.

Subtrib. 8. Spinificinae Ohwi 1942 鬣刺亚族

Spinifex.

Supertrib. 2. Andropogonatae L. Liou 1980. 须芒草超族

Trib. 1. Dimerieae Hack. 1887. 觿茅族

Dimeria.

Trib. 2. Arundinelleae Stapf 1898 野古草族

Arundinella, Danthoniopsis, Jansenella, Trichopteryx, Tristachya.

Trib. 3. Sacchareae Benth. 1881 甘蔗族

Subtrib. 1 Miscanthinae L. Liou*, subtrib. nov. 芒亚族

Diandranthus, Eccoilopus, Imperata, Miscanthus, Miscanthidium, Sclerostachys.

Subtrib. 2 Saccharinae Griseb. 1846. 甘蔗亚族

Erianthus, Eriochrysis, Naranga, Saccharum, Spodiopogon.

Subtrib. 3. Eulaliinae Pilger 1940 金茅亚族

---

* Subtrib. Miscanthinae L. Liou, subtrib. novus.

Spiculae ad quemvis rhacheos nodum binae, conformes, omnes pedicellatae (Altera longius, altera brevius), demum a pedicellis decidentes. Rhachos racemorum tenacis.

Typus subtribus: *Miscanthus* Anderss.

Eulalia, Ischnochloa, Microstegium, Polytrias, Pseudopogonatherum.

Subtrib. 4. Apocopidinae Keng et Keng f. 楔颖草亚族

Apocopis, Eulaliopsis, Homozeugos, Lophopogon, Pogonatherum, Pseudopogonatherum, Trachypogon, Sclerandrium.

Trib. 4. Sorgheae Stapf 1917, as Sorghastrae 高粱族

Subtrib. 1 Bothriochloinae W. D. Clayton 1972. 孔颖草亚族

Amphilophis, Arthraxon, Bothriochloa, Capillipedium, Dichanthium, Euclasta, Pseudodichanthium.

Subtrib. 2 Ischaeminae C. Presl 1830 鸭嘴草亚族

Andropterum, Digastrium, Cyphochlaena, Ischaemum, Pogonachne, Sehima Thelepogon, Triplopogon.

Subtrib. 3 Sorginae Pilger 1940 高粱亚族

Asthenochloa, Chrysopogon, Cleistachne, Hemisorghum, Lasiorrhachis, Pseudosorghum, Rhaphis, Sorghum, Sorghastrum, Vetiveria.

Trib. 5 Andropogoneae C. Presl 1830 须芒草族

Subtrib. 1. Andropogoninae C. Presl 1830 须芒草亚族

Agenium, Andropogon, Diectomis, Diheteropogon, Eremopogon, Heteropogon, Homopogon, Schizachyrium, Trachypogon.

Subtrib. 2. Themedinae W. D. Clayton 1972, as Themedastrae 菅亚族

Anadelphia, Apluda, Cymbopogon, Dybowskia, Elymandra, Exotheca, Germania, Hyparrhenia, Hypogynium, Iseilema, Moncymbium, Moniun, Pleiadelphia, Pseudanthistiria, Spathia, Themeda.

Supertrib. 3. Maydatae L. Liou, stat. nov. 玉蜀黍超族

Trib. 1. Elionureae W. D. Clayton 1973, as Elionurastrae 鞘尾草族

Elionurus, Hemarthria, Jardinea, Lasiurus, Phacelurus, Pseudovossia, Thyrsia, Urelytrum, Vossia.

Trib. 2 Rottboellieae C. Presl 1830. 筒轴茅族

Chasmopodium, Coelorhachis, Eremochloa Hackelochloa, Heteropholis, Manisuris, Mnesithea, Ophiuros, Oxyrhachis, Peltopherus, Ratzeburgia, Rhytachne, Rytilix, Rottboellia, Thaumastochloa.

Trib. 3 Maydeae Dumort. 1823 玉蜀黍族

Subtrib. 1. Tripsacinae Presl 1830 磨擦禾亚族

Chionachne, Polytoca, Sclerachne, Trilobachne, Tripsacum.

Subtrib. 2 Coicinae Reich. 1828, as Coiceae 薏苡亚族

Coix.

Subtrib. 3 Maydinae Hook. f. 1896 玉蜀黍亚族

Euchlaena, ×Euchlaezea, Zea

结 论

通过本文对于禾本科特征的全面综合分析可以得出:

1. 黍亚科是早期独立发展的一支，它以小穗为有限生长发育方式而区别于禾本科其它类群,结合与外部形态相应的内部解剖、细胞、生理、生化与生态地理分布……，均能说明黍亚科是具有其本身独特性状的一大自然群。

2. 黍亚科的小穗在有限发育固定为 1 花的基础上,继续沿着简化与完善化方向发展,其作为保护果实的结构,由外稃发展为颖片,即由小花演变到小穗,进而演化到穗轴特化,花序也成为具有保护与传播颖果的机制,达到有效、完善的高级阶段。

黍亚科下建立"超族"的依据,是这三个不同的演化阶段,它们的阶段发展顺序为：黍超族→须芒草超族→玉蜀黍超族。

3. 黍亚科是禾本科在现今世界上获得较大发展的一支，属、种数目约占全科总数的 1/3。本亚科在进化过程中，伴随着不同超族在形态、结构上的变化，及与其相适应的生理、生化和生态机制,是同地理分布环境条件密切联系,并获得成功的一大类群。

超族之下,族和亚族的划分,依据特征的综合分析，反映出族和亚族的演化层次和分歧发展的亲缘关系。

4. 根据地史演变和有关化石资料研究,禾本科的祖先在中生代白垩纪时就已经出现,可以推断,冈瓦纳古陆是黍亚科的起源和分化中心。以后,随着美洲、非洲、印度和大洋洲板块的相继分离、漂移,以及地球上气候条件的改变，居于演化起始阶段的黍超族是在地球上仍具有全年降雨均匀的暖热、潮湿热带地区分化发展的一群;须芒草超族则为后来沿着降雨季节短暂而有明显旱、湿交替的热带、亚热带季风雨区获得很大发展的进化类群;玉蜀黍超族为在热带、亚热带季风气候区域中,具有良好水湿环境条件下获得发展的高级类群。各超族在中国与气候相结合的分化趋势也很明显,西南部具有干、湿交替季节，以耐旱的须芒草超族占优势；东南部全年有均匀的热湿条件地区则以黍超族及玉蜀黍超族获得发展。

参 考 文 献

[1] 刘亮，1980：西藏禾本科植物的区系特点与地理分区，植物分类学报 **18**(3)：316。

[2] 耿以礼等，1959：中国主要植物图说，禾本科，科学出版社。

[3] Barnard, C., 1964: Grasses & Grasslands. New York. St Martin's Press, London.

[4] Bews, J. W. 1929: The World's Grasses. Longmans Green & Co. London.

[5] Bor, N. L., 1960: Grasses Burma, Ceylon, India and Pakistan. Pergamon Press.

[6] Brown, W. V., 1958: Leaf Anatomy in Grass Systematics. *Bot. Gaz.* **119**: 170—178.

[7] Clayton, W. D., 1972: The Awmed Genera of Andropogoneae studies in the Gramineae: XXXI. *Kew Bull.* **27**: 457—571.

[8] Clayton, W. D., 1973: The Awnless Genera of Andropogoneae Studies in the Gramineae XXXIII. *Kew Bull.* **28**: 49—51.

[9] Cross, R. A., 1980: Distribution of Sub-families of Gramineae in the Old World. *Kew Bull.* **35** (2): 279—289.

[10] Hackel, E., 1889: Andropogoneae. in De Candolle, Mongr. Phan. **6**: 1—719. Paris.

[11] Gould, F., 1968: Grass systematics. McGraw Hill.

[12] Hartley, W., 1958a: Studies on the Origin, Evolution and Distribution of the Gramineae, I. The tribe Andropogoneae. *Aust. J. Bot.* **6**: 115—128.
[13] Hartley, W., 1958b: II. The Tribe Paniceae I. c. **6**: 343—357.
[14] Keng, Y. L., 1939: The grass morphology of Andropogoneae from the Standpoint of Taxonomy. *Sinensia* **10**: 273—343.
[15] Macfarlane, T. D. and Watson, L., 1982: The Classification of Poaceae Subfamily Pooideae. *Taxon* **31**(2): 178—203.
[16] Pilger, R., 1940: Gramineae III (Panicoideae). in Engler-Prant, Naturl. Pflanzenf. 2 Aufl. 14e, 1—208.
[17] Prat, H., 1931: L'epiderme des Graminees; etude anatomique et Systematique. *Ann. Sci. Nat. Bot.* Sér. 10, **14**: 117—324.
[18] Reeder, J. R., 1957: The Embryo in Grass Systematics. *Amer. J. Bot.* **44**: 756—768.
[19] Row, H. C. & Reeder, J. R., 1957: Root-hair development as evidence of relatiomships among genera of Gramineae. *Amer. J. Bot.* **44**: 596—601.
[20] Sharma, M. L., 1979: Some Considerations on the Phylogeny and Chromosomal Evolution in Grasses. *Cytologia* **44**: 679—685.
[21] Stebbens, G. L., 1956: Cytogenetics and Evolution in the Grasses. *Amer. J. Bot.* **43**: 890—905.
[22] Tateoka, T., 1957: Miscellaneous Papers on Grass Phylogeny. (10) Proposition of a New phylogenetic of Poaceae. *J. Jap. Bot.* **32**: 275—286.
[23] Tzvelev, N. N., 1976: Poaceae URSS. 1—714. Leningrad.
[24] Tothill, J. C. et Mott, J. J., 1985: Ecology and Management of the Worlds Savannas. 1—158. Printed by Globe Press Pty Ltd, Brunswick, Victoria.

SYSTEMATICS AND EVOLUTION OF SUBFAM. PANICOIDEAE (GRAMINEAE)

LIOU LIANG

(*Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing*)

Abstract Subfam. Panicoideae consists of 230 genera and 3000 species, about 1/3 of the total number of Gramineae.

The evolution in Gramineae (Poaceae) is considered to have been proceeding in the direction of simplification. Three major lineages in Panicoideae are recognized based on analysis of characters, geographical distribution and ecological preferences. They are represented respectively by three supertribes i.e. Panicatae, Andropogonatae and Maydatae. The first supertribe has well-developed florets, fertile lemma indurate, but is awnless and thus is the primitive group in the subfamily. In the second supertribe spikelets are well-developed, the lower glume is larger than the florets and embraces them, the florets are awned. Particularly significant is the evolution of spikelets from solitary to paired, from the two spikelers of each pair both bisexual and alike in form to heterogamous pair of spikelets in which the sessile one is fertile and the pedicelled one sterile and further to homogamous pair of spikelets at base of inflorescence. In this lineage occurs an inflorescence protected by a large sheathing bract. It is the most flourishing by developed evolutionary branch. In the third supertribe raches are developed, thick, inflorescences have become pillar-shaped with spikelets sunken in the raches. The reduction of spikelets from bisexual to unisexual has taken place and they occur on separte inflorescenes, bringing about subsequent sexual differentiation of inflorescences. Raches have also evolved from solitary to united. The supertribe Maydatae is likely to be one of the most advanced group in Gramineae.

Subfam. Panicoideae occurs in the tropics and subtropics, and these three supertribes have apparently followed three lines of development under different environmental conditions. The supertribe Panicatae adapts to hot moist conditions; the supertribe Andropogonatae adapts to a monsoon climate, occurring in savannas; the supertribe Maydatae occurs in monsoon moist conditions.

Key words Panicoideae; Supertribe; systematics; Evolution